

桦木科植物化石多样性及其在北半球的演化历史

吴隼¹, Jun WEN², 孟盈¹, 聂泽龙^{1,①}

(1. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首 416000; 2. 史密森研究院国家自然历史博物馆植物学部, 华盛顿 20013-7012)

摘要: 桦木科 (Betulaceae) 主要分布于北半球, 具有非常丰富的化石记录, 是研究北半球生物地理演化历史非常重要的代表类群。本文首次对桦木科植物化石数据进行全面的搜集和整理。结果显示: 桦木科植物化石记录共有 889 条, 主要来自桤木属 (*Alnus* Mill.)、桦木属 (*Betula* Linn.)、鹅耳枥属 (*Carpinus* Linn.)、榛属 (*Corylus* Linn.) 和铁木属 (*Ostrya* Scop.) 5 个现存属以及拟榛属 (*Corylites* Gardner) 和古鹅耳枥属 (*Palaeocarpinus* Crane) 等 12 个灭绝属。桦木科植物化石主要分布于北半球的东亚、欧洲和北美洲的晚白垩世至更新世地层中。桦木科植物化石证据表明东亚中纬度地区是晚白垩世桦木科植物早期多样化的中心; 古新世-始新世桦木科植物开始多样化, 并在欧洲和北美洲多地扩散; 到渐新世桦木科大部分灭绝属不再出现, 少数类群继续扩张 (如桤木属和桦木属); 由于中新世气候变化与地质事件发生, 该时期桦木科植物多样性达到顶峰; 上新世-更新世桦木科植物化石数量与多样性急剧减少。桦木科植物的历史地理分布格局可能与北半球的地质变化、第四纪的冰川活动、古气候以及古地理的变迁紧密相连。

关键词: 桦木科; 生物地理; 化石; 多样性; 北半球

中图分类号: Q914.7; Q949.736.201 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)01-0077-12

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.01.09

Fossil diversity of Betulaceae and its evolutionary history in the Northern Hemisphere WU Sun¹, Jun WEN², MENG Ying¹, NIE Zelong^{1,①} (1. College of Biological Resources and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, China; 2. Department of Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. 20013-7012, U.S.A.), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(1): 77-88

Abstract: Betulaceae is mostly distributed in the Northern Hemisphere with abundant fossil records, and it is an important representative group for investigating the biogeographic evolutionary history in the Northern Hemisphere. The fossil records of Betulaceae were comprehensively collected and sorted for the first time in this study. The results show that there are 889 fossil records of Betulaceae, which are mainly from 5 existing genera (namely *Alnus* Mill., *Betula* Linn., *Carpinus* Linn., *Corylus* Linn., and *Ostrya* Scop.) and 12 extinct genera (including *Corylites* Gardner and *Palaeocarpinus* Crane, etc). Betulaceae fossils are mainly distributed in the stratum from Late Cretaceous to Pleistocene of East Asia, Europe, and North America in the Northern Hemisphere. The fossil evidence of Betulaceae indicates that the mid-latitude region in East Asia is the center of early diversification of Betulaceae in the Late Cretaceous; Betulaceae begins to show diversification in the Paleocene-Eocene, and expands in Europe and North America; most of the extinct genera of Betulaceae no longer appear in the Oligocene, while a few groups continue to expand (such as *Alnus* and *Betula*); the diversity of Betulaceae reaches the peak in Miocene because of climate change and geological event occurrence during this period; the fossil number and diversity of Betulaceae decrease drastically in the Pliocene-Pleistocene. The historical geographical distribution pattern of Betulaceae may be closely associated with geological changes, glacier movement in

收稿日期: 2022-06-07

基金项目: 湖南自然科学基金面上项目 (2019JJ40232)

作者简介: 吴隼 (1996—), 男, 湖南岳阳人, 硕士研究生, 主要从事系统发育与生物地理方面的研究。

①通信作者 E-mail: niez@jzu.edu.cn

引用格式: 吴隼, Jun WEN, 孟盈, 等. 桦木科植物化石多样性及其在北半球的演化历史[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(1): 77-88.

Quaternary period, and variations of paleoclimate and paleogeography in the Northern Hemisphere.

Key words: Betulaceae; biogeography; fossil; diversity; Northern Hemisphere

桦木科(Betulaceae)包括桤木属(*Alnus* Mill.)、桦木属(*Betula* Linn.)、榛属(*Corylus* Linn.)、铁木属(*Ostrya* Scop.)、鹅耳枥属(*Carpinus* Linn.)和虎榛子属(*Ostryopsis* Decne.) 6属^[1]及167种现存物种^[2]。桦木科多为乔木或灌木,广泛分布于北半球温带地区,除虎榛子属为中国特有属外,其他5个属分别呈现为亚欧大陆和北美洲之间的间断分布模式^[1]。桦木科属于比较典型的温带分布类群,但适应生长于南方山地,不少物种散布至亚热带和热带地区,比如桤木属少许物种从中美洲甚至延伸到南纬20°的安第斯山脉地区,还有1种分布至非洲^[3]。

桦木科隶属于壳斗目,大量的形态性状和分子证据支持该科为一个自然的单系类群,如复合的柔荑花序^[4]、花粉亚显微性状^[5]、生长习性^[6]、胚胎学^[7]、血清学^[8]以及分子系统发育证据^[1,9]等。桦木科通常分为2个亚科,即由桤木属和桦木属组成的桦木亚科(Subfam. Betuloideae)以及榛属、虎榛子属、铁木属和鹅耳枥属组成的榛亚科(Subfam. Coryloideae),并且得到基于一些DNA片段的分子系统发育研究的支持^[1,9]。然而近期研究发现这些DNA片段的系统发育信息有限,可能掩盖了物种间真实的系统发育关系,特别是晚第三纪物种形成和快速多样化,部分类群在系统发育学中的位置仍难以确定,例如桦木属和榛亚科^[10-12]。因此分辨率高、进化速率适中且单亲遗传的叶绿体基因组受到青睐。基于叶绿体基因组的系统发育研究结果,支持将桦木科划分为桦木亚科和榛亚科,但叶绿体基因组系统发育树和ITS系统发育树对属间以及属以下关系的划分不一致^[13]。

化石记录是揭示生物演化最为直接的证据,桦木科在北半球各地的化石记录非常丰富,因此收集与整理桦木科植物的化石资料可以为桦木科的演化历史提供重要线索。Crane^[14]对早期的桦木科植物化石进行了比较全面的阐述:早期的桦木科植物化石多为孢粉类型,如桤木属花粉化石中一类为桤木粉属(*Alnipollenites* R. Potonié)类型,为加厚的外壁(arci)连接的4或5孔的孢粉化石,最早见于日本佐久市的晚白垩世森诺曼阶;另一类3孔的异常桤木粉属(*Paraalnipollenites* L. S. Hills et S. Wallace)类型也常

见于晚白垩世,孢粉粒具发育不完全的外壁和假孔,表明早期的桤木属比现存的桤木属更加多样。另外在美国加利福尼亚州的晚白垩世坎帕阶-麦斯里希特阶发现榛亚科的*Carpinoxylon ostryopsoides* Page木化石。同时Crane^[14]¹⁰⁰⁻¹⁰⁷也介绍了桦木科一些灭绝属化石,比如古鹅耳枥属(*Palaeocarpinus* Crane)出现于古新世,性状更接近于榛属;*Asterocarpinus* Cockerell和*Paracarpinus* Lesquereux出现于早渐新世,可能与现存的鹅耳枥属关系更近。

陈之端^[15]结合化石、古气候以及发育证据认为,桦木科植物的祖先可能生长在晚白垩世靠近热带并稍有季节干旱的温暖地区,并且认为以中国四川省为中心的中部地区是桦木科植物起源和早期分化的重要中心之一。但中国中部地区晚白垩世地层不发育,化石资料缺乏,并无化石记录支持这一观点。陶君容^[16]⁹²⁻¹⁰³对世界范围桦木科植物化石也进行了全面的研究,认为桦木族(亚科)的孢粉出现于晚白垩世,表明桦木族(亚科)在此时就已分化,到中始新世末期,桤木属和桦木属皆出现,而榛族(亚科)可靠的化石出现于古新世,而具有显著特征的鹅耳枥属和铁木属苞片化石分别到始新世和渐新世才出现;同时对中国已发现的桦木科植物化石进行论述,认为晚白垩世-古新世桦木族2个属(桤木属和桦木属)以及榛族2个属(鹅耳枥属和榛属)可能均已出现,且据中国辽宁省始新世1个具有同科内多个属特征且镶嵌特殊的化石*Alnus* sp. vel *Betula* vel *Carpinus* sp.,表明桤木属、桦木属和鹅耳枥属在这一时期均已出现。

尽管桦木科植物化石记录丰富,但除上述早期化石的研究以外,迄今为止尚无全面的综合统计与研究。另外也缺少对灭绝属化石的关注,如拟榛属(*Corylites* Gardner)、*Cranea* Manchester et Chen和*Endressianthus* Friis, Pedersen et Schonenberger。此外,所有的化石综述仅讨论桦木科早期化石的变化,并无对新第三纪和第四纪的化石种类和数量记载。重新整理并统计桦木科的所有化石有助于理解渐新世骤冷事件、中新世降温事件和第四纪冰期对北半球植物区系以及北半球间断形成的影响,也为一些杂交物种的起源提供新的见解。因此本文将对北半球桦

木科植物化石记录进行全面的分析与统计,并结合各时期地质事件对桦木科植物化石记录进行探讨,推断桦木科的起源与演化历史,以期为研究和推断北半球生物地理演化过程提供重要的佐证。

1 化石收集和统计方法

通过 The Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org/#/>)和文献搜索晚白垩世至更新世的桦木科植物化石记录。所有化石类型,例如叶、果实(种子)和孢粉等均被记录。为避免类群分类的误差,因为形态证据不足仅被归于桦木科却未被归入具体属的化石排除不记。化石记录按时期、种属以及地区进行统计,并统计各时期各类型化石的数量。如果同样的化石出现在相近的地区,以省(州)的地区等级来统计。本文选用的化石记录依据其地理位置划分为东亚、欧洲和北美洲 3 个地区,其中,东亚地区包括亚洲的东部、北部以及中部地区,欧洲地区包括欧洲大陆和西亚地区。现存属和灭绝属化石按时期进行比较,以此来考察各属在各个时期对气候变化和地质事件的响应。

地质年代按照《International Chronostratigraphic Chart》^[17]划分,晚白垩世(上白垩纪)为 100.5 百万年至 66.0 百万年前,古新世为 66.0 百万年至 56.0 百万年前,始新世为 56.0 百万年至 33.9 百万年前,渐新世为 33.9 百万年至 23.03 百万年前,中新世为 23.03 百万年至 5.333 百万年前,上新世为 5.333 百万年至 2.588 百万年前,更新世为 2.588 百万年至 0.011 7 百万年前。

2 结果和分析

通过 The Paleobiology Database 和文献搜索共获得 889 条化石记录,包括 5 个现存属和 12 个灭绝属。桤木粉属、异常桤木粉属、桦粉属(*Betulaepollenites* R. Potonié.)和拟桦粉属(*Betulaceipollenites* R. Potonié)被看作与现存类群接近的灭绝属。现存属化石记录共 813 条,其中,桤木属 365 条,桦木属 191 条,鹅耳枥属 140 条,榛属 62 条,铁木属 55 条。灭绝属化石记录共 76 条,其中,拟榛属 20 条,古鹅耳枥属 17 条,*Carpinicarpus* Nikitin 9 条,桤木粉属 8 条,*Asterocarpinus* 6 条,异常桤木粉属、拟桦粉属和 *Cranea*

各 3 条,桦粉属、*Endressianthus* 和 *Paracarpinus* 各 2 条,*Carpinoxylon* Vater 1 条。不同地质历史时期不同地区桦木科植物化石统计结果见表 1,其中,灭绝属植物化石进一步统计结果见表 2。

2.1 晚白垩世

晚白垩世,桦木科植物化石就出现在北半球各地,包括 7 个灭绝属(桤木粉属、异常桤木粉属、拟桦粉属、桦粉属、拟榛属、*Carpinoxylon* 和 *Endressianthus*)以及 2 个现存属(桤木属和桦木属)。灭绝属 *Endressianthus* 化石发现于欧洲葡萄牙科英布拉区,包括 *Endressianthus miraensis* Friis, Pedersen et Schonenberger 和 *Endressianthus foveocarpus* Friis, Pedersen et Schonenberger 2 种;*Carpinoxylon* 1 条化石记录发现于美国加利福尼亚州,为榛亚科木材化石;拟榛属 1 条化石记录发现于中国黑龙江省。

该时期孢粉化石记录较多,占该时期化石记录总数的 48.3%。该时期孢粉在北半球已广泛分布,其中,东亚占较大比例,欧洲和北美洲相当。桤木属植物大化石(即除孢粉化石以外的根、茎、叶等肉眼可见的植物化石,下同)在东亚和北美洲均有发现,其中,东亚主要发现于中国黑龙江省以及俄罗斯远东地区,北美洲主要发现于美国北部和加拿大南部。桦木属植物大化石仅发现于东亚。

2.2 古新世

古新世,灭绝属(包括桤木粉属、拟桦粉属、古鹅耳枥属、拟榛属和 *Cranea*)化石占该时期化石记录总数的 38.0%。古鹅耳枥属化石中,东亚有发现于中国新疆维吾尔自治区的 *Palaeocarpinus orientalis* 和俄罗斯远东地区的 *Palaeocarpinus pacifica* Golovn. et Akhmetirv;欧洲有发现于法国 Menat 的 *Palaeocarpinus* sp. 和英国伯克郡的 *Palaeocarpinus laciniata* Crane,发现于英国大伦敦的 *Carpinus davisi* Chandler^[18]被 Crane^{[14]103}认为应归于古鹅耳枥属中;北美洲有发现于美国怀俄明州的 *Palaeocarpinus aspinosa* Manchester et Chen 和北达科他州的 *Palaeocarpinus dakotensis* Manchester, Pigg, et Crane 以及加拿大艾伯塔省的 *Palaeocarpinus joffrensis* Sun et Stockey。拟榛属化石从东亚扩张至北美洲,在东亚发现于俄罗斯远东地区以及中国河南省和新疆维吾尔自治区;在美国怀俄明州发现了大量拟榛属叶化石。灭绝属 *Cranea* 化石发现于美国怀俄明州,仅 1 条化石记录。桤木粉属和拟桦粉属化石在中国辽宁省均有发现,拟桦粉属化石在

北美洲也有发现。

该时期栎木属化石分布范围并没有扩张,仅东亚和北美洲有分布,如中国河南省的 *Alnus schimalhausenii* Grub^[16]²⁴⁻²⁷ 以及美国怀俄明州仅发现栎木属的孢粉化石^[19],占该时期化石记录总数的

11.4%。桦木属植物大化石的产地开始变多,在东亚仅中国河南省有 *Betula kryshstofovichii* Akhmetiev 和 *Betula subpubescens* Goepfert 2 条化石记录^[16]²⁴⁻²⁷;在北美洲主要发现于美国怀俄明州、蒙大拿州和科罗拉多州,桦木属化石占该时期化石记录总数的 21.5%。

表 1 不同地质历史时期不同地区桦木科植物化石统计结果

Table 1 Statistical result of Betulaceae fossils in different regions and different geological periods

| 属 Genus | 东亚的化石记录数 Number of fossil records in East Asia | | | | | 欧洲的化石记录数 Number of fossil records in Europe | | | | | 北美洲的化石记录数 Number of fossil records in North America | | | | |
|-------------------------------------|---|-----------|-------------------------------|--------------|-------------|--|-----------|-------------------------------|--------------|-------------|--|-----------|-------------------------------|--------------|-------------|
| | 孢粉 Spore and pollen | 叶 Leaf | 果实 (种子) Fruit (seed) | 其他 Others | 总计 Total | 孢粉 Spore and pollen | 叶 Leaf | 果实 (种子) Fruit (seed) | 其他 Others | 总计 Total | 孢粉 Spore and pollen | 叶 Leaf | 果实 (种子) Fruit (seed) | 其他 Others | 总计 Total |
| | 晚白垩世 Late Cretaceous | | | | | | | | | | | | | | |
| 灭绝属 Extinct genus | 9 | 1 | | | 10 | 2 | | | 2 | 4 | 2 | | | 1 | 3 |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | 1 | 2 | | 2 | 5 | | | | | | | 2 | | 2 | 4 |
| 桦木属 <i>Betula</i> | | 3 | | | 3 | | | | | | | | | | |
| 古新世 Paleocene | | | | | | | | | | | | | | | |
| 灭绝属 Extinct genus | 2 | 2 | 2 | 1 | 7 | 1 | 3 | | | 4 | 1 | 14 | 4 | | 19 |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | | | | 1 | 1 | | | | | | 8 | | | | 8 |
| 桦木属 <i>Betula</i> | | | | 2 | 2 | | | | | | | 6 | | 9 | 15 |
| 鹅耳枥属 <i>Carpinus</i> | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | | |
| 榛属 <i>Corylus</i> | | | | 2 | 2 | | | | | | | 11 | | 8 | 19 |
| 铁木属 <i>Ostrya</i> | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | |
| 始新世 Eocene | | | | | | | | | | | | | | | |
| 灭绝属 Extinct genus | | | 1 | | 1 | | | | | | | 2 | 9 | | 11 |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | | 1 | | 1 | 2 | | 1 | | 1 | | | 84 | 5 | 18 | 107 |
| 桦木属 <i>Betula</i> | | | | | | | | | | | | 4 | | 9 | 13 |
| 鹅耳枥属 <i>Carpinus</i> | | | | 1 | 1 | | 4 | 1 | 5 | | | | 1 | | 1 |
| 榛属 <i>Corylus</i> | | | | | | | | | | | 1 | | | 4 | 5 |
| 铁木属 <i>Ostrya</i> | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1 |
| 渐新世 Oligocene | | | | | | | | | | | | | | | |
| 灭绝属 Extinct genus | | | 5 | | 5 | | | | | | | 5 | 3 | | 8 |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | | | 22 | 5 | 27 | 3 | 8 | 3 | 14 | | 8 | 4 | 11 | 23 | |
| 桦木属 <i>Betula</i> | | | 3 | 4 | 7 | 2 | 2 | 2 | 6 | | | | 5 | 5 | |
| 鹅耳枥属 <i>Carpinus</i> | | | 4 | | 4 | 3 | 13 | 2 | 18 | | | | 2 | 2 | |
| 榛属 <i>Corylus</i> | | | 1 | | 1 | | | 2 | 2 | | | | | | |
| 铁木属 <i>Ostrya</i> | | | 2 | | 2 | 1 | 1 | | 2 | | | | 1 | 1 | |
| 中新世 Miocene | | | | | | | | | | | | | | | |
| 灭绝属 Extinct genus | | | 4 | | 4 | | | | | | | | | | |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | | | 18 | 36 | 54 | 1 | 5 | 48 | 4 | 58 | 1 | 10 | 5 | 9 | 25 |
| 桦木属 <i>Betula</i> | | | 11 | 17 | 28 | 1 | 9 | 23 | 1 | 34 | 1 | 21 | 1 | 15 | 38 |
| 鹅耳枥属 <i>Carpinus</i> | | | 9 | 34 | 43 | 1 | 4 | 37 | | 42 | | | | 2 | 2 |
| 榛属 <i>Corylus</i> | | | 2 | 7 | 9 | 2 | 4 | | 6 | | | | 1 | 4 | 5 |
| 铁木属 <i>Ostrya</i> | | | | 8 | 8 | 1 | | 23 | | 24 | | 1 | | 4 | 5 |
| 上新世-更新世 Pliocene-Pleistocene | | | | | | | | | | | | | | | |
| 栎木属 <i>Alnus</i> | 4 | | 2 | 4 | 10 | 1 | 8 | 6 | 15 | | | | | 11 | 11 |
| 桦木属 <i>Betula</i> | 2 | 1 | | 5 | 8 | | 8 | 6 | 14 | | | | | 18 | 18 |
| 鹅耳枥属 <i>Carpinus</i> | 2 | 1 | | 1 | 4 | | 7 | 8 | 15 | | | | | 2 | 2 |
| 榛属 <i>Corylus</i> | 2 | | | 1 | 3 | | 4 | 2 | 6 | | | | | 4 | 4 |
| 铁木属 <i>Ostrya</i> | | | | | | | 4 | 2 | 6 | | | | | 5 | 5 |

表 2 不同地质历史时期不同地区桦木科灭绝属植物化石统计结果
Table 2 Statistical result of extinct genus fossils of Betulaceae in different regions and different geological periods

| 属 Genus | 各地区的化石记录数 Number of fossil records in each region | | |
|----------------------------------|--|--------------|----------------------|
| | 东亚 East Asia | 欧洲 Europe | 北美洲 North America |
| 晚白垩世 Late Cretaceous | | | |
| 桤木粉属 <i>Alnipollenites</i> | 4 | 1 | 2 |
| 异常桤木粉属 <i>Paraalnipollenites</i> | 2 | 1 | |
| 拟桦粉属 <i>Betulaeipollenites</i> | 1 | | |
| 桦粉属 <i>Betulaepollenites</i> | 2 | | |
| 拟榛属 <i>Corylites</i> | 1 | | |
| <i>Carpinoxylon</i> | | | 1 |
| <i>Endressianthus</i> | | 2 | |
| 古新世 Paleocene | | | |
| 桤木粉属 <i>Alnipollenites</i> | 1 | | |
| 拟桦粉属 <i>Betulaeipollenites</i> | 1 | | 1 |
| 古鹅耳枥属 <i>Palaeocarpinus</i> | 2 | 4 | 3 |
| 拟榛属 <i>Corylites</i> | 3 | | 14 |
| <i>Cranea</i> | | | 1 |
| 始新世 Eocene | | | |
| 古鹅耳枥属 <i>Palaeocarpinus</i> | 1 | | 7 |
| 拟榛属 <i>Corylites</i> | | | 2 |
| <i>Cranea</i> | | | 2 |
| 渐新世 Oligocene | | | |
| <i>Asterocarpinus</i> | | | 6 |
| <i>Carpinicarpus</i> | 5 | | |
| <i>Paracarpinus</i> | | | 2 |
| 中新世 Miocene | | | |
| <i>Carpinicarpus</i> | 4 | | |

现存的榛亚科植物在此时期开始出现于东亚和北美洲,欧洲无现存榛亚科植物化石的出现。榛属化石占该时期化石记录总数的 26.6%,其中,在中国河南省发现 2 种榛属植物大化石,分别为 *Corylus acutertiaria* Hickey 和 *Corylus cf. jarmalenkoi*;在美国北达科他州、科罗拉多州、蒙大拿州和怀俄明州发现榛属植物大化石。铁木属仅在中国河南省有 1 条化石记录。鹅耳枥属也仅有 1 条孢粉化石记录,发现于中国辽宁省。

2.3 始新世

始新世,灭绝属拟榛属和 *Cranea* 化石记录均发现于美国怀俄明州,每个属仅 2 条化石记录。古鹅耳枥属化石在东亚仅俄罗斯远东地区的锡霍特山脉有 1 条果实化石记录;古鹅耳枥属化石主要发现于北美洲,包括美国华盛顿州和加拿大不列颠哥伦比亚省,

共 7 条,均为果实化石。

该时期桦木科植物的种类和多样性均增加,化石主要发现于北美洲。桤木属化石占该时期化石记录总数的比例较高(74.3%)。东亚和欧洲的桤木属化石十分少,东亚仅中国黑龙江省和吉林省各有 1 条化石记录,欧洲仅英国英格兰有 1 条化石记录;桤木属化石主要发现于美国怀俄明州,零星发现于美国爱达荷州、阿拉斯加州、华盛顿州和加利福尼亚州以及加拿大努勒维特地区。桦木属植物化石仅分布于北美洲,在美国北达科他州、怀俄明州、华盛顿州和爱达荷州以及加拿大努勒维特地区和不列颠哥伦比亚省均有发现,占该时期化石总数的 8.8%。

该时期鹅耳枥属植物开始出现在北半球各地,该属化石占该时期化石记录总数的 4.7%,东亚仅在日本山口县有 1 条化石记录;欧洲在英国英格兰共有 5 条化石记录,其中,果实化石记录 4 条;北美洲仅在美国华盛顿州有 1 条果实化石记录。榛属化石均发现于北美洲,仅占该时期化石记录总数的 3.4%。铁木属化石记录仅 1 条,发现于美国爱达荷州。

2.4 渐新世

渐新世,新的灭绝属化石出现,如发现于东亚俄罗斯托木斯克州的 *Carpinicarpus* 以及北美洲的 *Asterocarpinus* 和 *Paracarpinus*,灭绝属化石占该时期化石记录总数 10.2%。

该时期桦木科植物化石在东亚、欧洲和北美洲均有发现。与始新世相比,渐新世桦木科植物化石的总数并没有增加,但分布范围进一步扩大。相比于始新世,该时期桤木属植物在东亚和欧洲的分布有所扩张,在东亚主要分布于俄罗斯中部的托木斯克州,少数分布于俄罗斯远东地区;在欧洲桤木属化石主要发现于德国和捷克,少数发现于阿塞拜疆;在北美洲桤木属化石主要发现于美国俄勒冈州,少数发现于美国爱达荷州和蒙大拿州以及加拿大努勒维特地区。桤木属化石在该时期占比最大,占该时期化石记录总数的 50.4%。桦木属化石在东亚、欧洲和北美洲分布均较少,占该时期化石记录总数的 14.2%,其中,发现于东亚的有 7 条,分布于俄罗斯托木斯克州、斯维尔德洛夫斯克州、秋明州和远东地区;欧洲桦木属化石的分布与桤木属化石一致,在德国、捷克和阿塞拜疆均有发现,共 6 条;北美洲桦木属化石的分布也与桤木属相似,分布于美国俄勒冈州、爱达荷州和蒙大拿州,共 5 条。

该时期鹅耳枥属化石主要分布于欧洲,其中分布于德国的占多数,英国、捷克和阿塞拜疆也有少量分布,该时期发现于欧洲的鹅耳枥属化石占同时期鹅耳枥属化石记录总数的75.0%;东亚仅在俄罗斯托木斯克州有4条化石记录;北美洲仅有2条化石记录,发现于美国蒙大拿州。该时期榛属的化石分布与始新世相反,东亚仅在俄罗斯托木斯克州有1条化石记录,欧洲在英国和阿塞拜疆各有1条化石记录,在北美洲未发现榛属化石。在东亚、欧洲和北美洲均发现了少量铁木属化石,东亚仅在俄罗斯托木斯克州有2条化石记录,欧洲在德国和捷克各有1条化石记录,北美洲仅在美国俄勒冈州有1条化石记录。

2.5 中新世

中新世,灭绝属仅 *Carpinicarpus*, 均发现于俄罗斯鄂木斯克州和托木斯克州,共4条化石记录。

该时期桦木科植物的多样性和化石记录数量达到顶峰。桤木属化石多出现在东亚和欧洲,分别占该时期化石记录总数的14.0%和15.1%,在东亚主要分布于俄罗斯鄂木斯克州和远东地区以及日本,零星散布于俄罗斯托木斯克州以及中国内蒙古自治区、山西省和云南省;在欧洲主要分布在德国,散布于波兰、瑞士和土耳其;在北美洲桤木属化石发现于美国弗吉尼亚州、爱达荷州、内华达州和加利福尼亚州以及加拿大西北地区,占该时期化石记录总数的6.5%。桦木属发现于东亚的化石记录较少,仅占该时期化石记录总数的7.3%,分布地区与桤木属一致;在欧洲有34条化石记录,占该时期化石记录总数8.8%,分布范围与桤木属一致;在北美洲发现的桦木属化石最多,占该时期化石记录总数的9.9%,主要分布在美国内华达州,零星散布于美国蒙大拿州、加利福尼亚州、爱达荷州和弗吉尼亚州以及加拿大西北地区。

该时期鹅耳枥属化石在东亚、欧洲和北美洲均有发现,占同时期化石记录总数的22.6%,其中,在东亚和欧洲发现的化石较多,在东亚主要发现于日本,少量发现于中国山东省、浙江省、吉林省和云南省以及韩国;在欧洲主要发现于德国,少数发现于波兰和阿塞拜疆;在北美洲仅美国爱达荷州和蒙大拿州各有1条化石记录。榛属化石记录数较少,占该时期化石记录总数的5.2%,在东亚主要发现于日本,在俄罗斯托木斯克州有2条化石记录,在中国山西省和内蒙古自治区各有1条化石记录;在欧洲仅发现于德国和波兰;在北美洲共有5条化石记录,发现于美国弗吉尼

亚州和加拿大西北地区。铁木属化石主要发现于欧洲,多发现于德国,波兰仅有1条化石记录;在东亚发现的铁木属化石记录共8条,均发现于日本;在北美洲发现的该属化石略少,散布于美国弗吉尼亚州、内华达州和蒙大拿州。

2.6 上新世-更新世

上新世和更新世是全球气候变化较大的时期,由于全球气候骤冷,桦木科在这2个时期的多样性骤降,化石数量也随之骤降。上新世-更新世,在东亚发现的桤木属化石仅占该时期化石记录总数的8.3%,发现于日本和俄罗斯鄂木斯克州;发现于欧洲的桤木属化石占该时期化石记录总数的12.4%,多发现于德国,少数发现于英国和法国;发现于北美洲的桤木属化石占该时期化石记录总数的9.1%,其中,美国内华达州、加利福尼亚州、佛罗里达州、弗吉尼亚州、北卡罗来纳州和华盛顿州以及加拿大西北地区和列颠哥伦比亚省各有1条化石记录,美国密歇根州有3条化石记录。在东亚发现的桦木属化石占该时期化石记录总数的6.6%,分布于日本、中国四川省和云南省以及俄罗斯鄂木斯克州;与桤木属相似,在欧洲发现于德国、英国和法国的桦木属化石记录共有14条,占该时期化石记录总数的11.6%;桦木属化石在北美洲分布最多,发现于美国北卡罗来纳州、密歇根州、阿拉斯加州、华盛顿州、内华达州和弗吉尼亚州以及加拿大安大略省、艾伯塔省和西北地区,占该时期化石记录总数的14.9%。

该时期鹅耳枥属化石在东亚、欧洲和北美洲均有分布,占该时期化石记录总数的17.4%,在东亚发现于日本的化石记录有3条,发现于中国云南省的化石记录有1条;在欧洲发现的鹅耳枥属化石占该时期鹅耳枥属化石的大部分,所占比例为71.4%,主要发现于德国(7条化石记录),在英国、法国、意大利以及斯洛伐克也有少量发现;在北美洲发现于美国亚拉巴马州的化石记录有2条。该时期榛属化石分布地区与鹅耳枥属化石相似,在东亚仅日本有3条榛属化石记录;在欧洲榛属化石记录共有6条,多发现于德国,少数发现于英国和法国;在北美洲的美国南卡罗来纳州、北卡罗来纳州和佛罗里达州以及加拿大安大略省各有1条榛属化石记录。东亚无铁木属化石记录;在欧洲铁木属化石记录有6条,其中,在德国4条,在英国和法国各有1条;在北美洲的美国密歇根州和北卡罗来纳州共有5条铁木属化石记录。

3 讨 论

3.1 桦木科早期化石记录

桦木科早期可靠的化石记录不多, 仅有发现于葡萄牙晚白垩世坎帕阶的 *Endressianthus* 化石, 包括 *Endressianthus miraensis* 和 *Endressianthus foveocarpus* 2 种^[20]。该属花序和花的组织结构表明该属与壳斗目关系非常接近, 重要特征包括雌花被片微小针状, 子房下位, 雌蕊为两心皮或合心皮, 果实是有 1 或 2 个子房和 1 或 2 个种子的坚果; 雄花由 4 雄蕊组成, 花丝短, 花药长, 4 孢子囊, 花被小, 刺状轮生; 且其大部分花粉性状与桦木科植物相似, 如花粉扁圆形, 具三角形赤道状轮廓, 椭圆形极状轮廓, 孔区强烈突出, 3 个内孔和 6 个外孔, 3 个内孔在赤道位置放射状对称排列, 而且花粉孔有明显的弧状结构连接, 这与桦木亚科的花粉十分相似, 故该类群可能代表桦木科早期的一个已灭绝的属^[20]。

3.2 桦木亚科

桦木亚科的植物化石出现比较早, 最早的花粉化石可以追溯到日本佐久市晚白垩世森诺曼阶(约 100.5 百万年至 93.9 百万年前), 到晚白垩世的坎帕阶-马斯特里赫特阶分布十分广泛, 在美国蒙大拿州、加拿大埃勒夫灵内斯岛、匈牙利以及中国黑龙江省和内蒙古自治区均有发现。根据已有的化石尚无法推断桦木亚科的起源中心, 但可以确定的是在晚白垩世-古新世, 东亚是该类群的多样化中心, 到始新世转移至北美洲, 随着渐新世-中新世全球气温逐渐下降, 扩散到北半球各地。

3.2.1 灭绝属 桦木亚科的灭绝属化石为与现存属相似的孢粉化石, 包括 2 类, 一类为桤木粉属和异常桤木粉属, 另一类为桦粉属和拟桦粉属。桤木粉属和异常桤木粉属的差异主要存在于花粉的沟孔, 前者与现存的桤木属植物的花粉相似, 4 或 5 沟孔, 后者有不清晰的带状加厚的弧和前庭孔, 从形态上被认为可能是桤木属与桦木属的中间类群, 但目前并未找到异常桤木粉属带有花序的化石。因此, 桤木属在晚白垩世的多样性可能比现在更高^[1]。

另一类与桦木属相似的桦粉属和拟桦粉属孢粉化石最早发现于晚白垩世森诺曼阶-坎帕阶的日本佐久市, 后见于中国黑龙江省和内蒙古自治区, 古新世才出现于北美洲。桦粉属孢粉化石有 3 个孔, 有明

显弧和前庭, 发现于日本北海道^[21] 以及中国黑龙江省^{[16]11-16}; 拟桦粉属孢粉化石没有弧, 却有明显的前庭, 最早发现于中国内蒙古自治区^[22]。

3.2.2 桤木属 晚白垩世桤木属的植物大化石比较常见, 除了来自南极洲的桤木属叶化石 *aff. Alnus muelleri*^[23] (考虑到桦木科分布现状, 将该化石排除), 晚白垩世桦木科植物化石主要来自北半球, 比如东亚的原始髯毛桤(*Alnus protobarbata* Tao) 和杰氏拟桤 [*Alnites jelisejevii* (Krysht.) Ablajev]^{[16]11-16} 以及北美洲美国的 *Alnus trina* Stanley^[24] 和加拿大的 *Alnus perantiqua* (Dawson) Berry^[25]。古新世桤木属化石仅有发现于美国怀俄明州的孢粉化石和中国河南省的 *Alnus schimalhauseni* 化石。始新世出现了多种化石, 桤木属在东亚并未扩张, 在欧洲开始出现, 在北美洲的分布有所扩张, 该时期北美洲的桤木属化石数量非常多, 主要因为在美国怀俄明州多个发掘点发现的化石均被归于桤木属。渐新世桤木属化石不仅多样性变得更高, 且分布范围变广, 包括欧洲的德国、捷克和阿塞拜疆, 以及俄罗斯的托木斯克州、斯维尔德洛夫斯克州、勘察加半岛和秋明州。中新世, 桤木属植物化石的多样性达到最高, 北半球 3 大洲多地均有分布, 分布范围也向南延伸至中国云南省横断山脉地区。桤木属化石数量骤减发生于上新世, 但东亚、北美洲和欧洲均有少量化石。更新世的桤木属化石更少, 仅在东亚、北美洲和欧洲零星分布。

尽管晚白垩世并未发现可靠的桤木属果实化石, 但该时期与桤木属相似的孢粉化石(如桤木粉属和异常桤木粉属)以及桤木属叶化石广泛分布于北半球, 部分类群展现出与现存种相似的性状。因此, 推测桤木属的起源时间应不早于马斯特里赫特阶, 也不晚于古新世早期, 可能起源于白垩纪-古近纪(K-Pg)边界而与 K-Pg 灭绝事件有关。目前从已知的化石记录尚不能推测桤木属具体的起源地以及迁移路线。晚白垩世-古新世, 全球气候较为炎热, 中高纬度地区如中国黑龙江嘉荫乌云组当时的气候被认为属于温暖而湿润的气候环境, 与现代黄河至长江一带气候相当^{[26]166}, 也发现了诸多产于温带或暖温带-亚热带的植物化石^{[16]11-16}。Wilf^[27] 认为, 古新世晚期-早始新世北美洲绿河盆地(Green River Basin)气候温暖湿润, 年均温度和年均降水量均有上升, 且出现热带亲缘植物的涌入, 植物多样性显著增加。到始新世, 桤木属化石的分布范围也无太多变化, 分布在北

纬 39.2°~79.9°之间,该时期在北美洲发现了大量的桤木属叶化石,与 Wilf^[27]的观点相符。从渐新世到中新世,桤木属植物的多样性逐步增加,果实化石也进一步增加,同时由于气温逐渐下降,分布范围逐渐南移,最南延伸至中国云南省。上新世-更新世,全球气温进一步下降,桤木属植物化石数量骤减,也形成部分现存种,如上新世德国图林根州的欧洲桤木 [*Alnus glutinosa* (Linn.) Gaertn.]^[28]和更新世日本的赤杨 [*Alnus japonica* (Thunb.) Steud.]^[29]。

3.2.3 桦木属 桦木属的植物大化石发现于中国黑龙江省的晚白垩世,有古老桦 (*Betula prisca* Ett) 和萨哈林桦 (*Betula sachalinensis* Heer)。古老桦叶卵形,长 4.8~5.5 cm,宽 2.5~3.5 cm,顶部短渐尖至钝尖,基部宽楔形,叶缘具重锯齿,齿为楔形;萨哈林桦发现于中国黑龙江省以及俄罗斯东锡霍特阿林地区,叶椭圆形,长约 7.5 cm,宽约 5.0 cm,顶部短渐尖,基部圆形,叶缘具重锯齿^{[16]154}。古新世桦木属从东亚扩张至北美洲,但直到渐新世才在欧洲发现桦木属化石。中新世也是桦木属植物多样性最高的时期,最南也延伸至中国云南省。上新世桦木属的化石数量骤减,散布东亚、欧洲和北美洲。更新世桦木属仅在东亚、欧洲和北美洲零星分布。

桦木属化石的出现时间和分布与桤木属十分相似,此时期的植物大化石也仅发现于东亚的中国黑龙江省以及俄罗斯东锡霍特阿林地区^{[16]11-20},因此,推测桦木属可能起源东亚。古新世,桦木属植物从东亚扩张至北美洲,到始新世在北美洲开始繁衍。渐新世-中新世,桦木属从东亚和北美洲扩张至欧洲,多样性增加且于中新世达到顶峰,其分布范围与现在分布基本吻合,但无法推测其迁移路线。上新世-更新世同样经历全球气温骤降的气候变化,桦木属植物的多样性骤降,形成了现存的特有物种,如美国矮桦 (*Betula glandulosa* Michx)^[30]。

3.3 榛亚科

榛亚科不同于桦木亚科,除现存属外还有非常多的灭绝属。属于榛亚科的灭绝属包括拟榛属、*Carpinoxylon*、古鹅耳枥属、*Cranea*、*Asterocarpinus*、*Paracarpinus* 和 *Carpinocarpus*。榛亚科的起源相对较晚,可能略早于古新世,其多样化中心也无从推断,可能在早期演化与扩张的同时经历了大量的灭绝事件。

3.3.1 灭绝属 *Carpinoxylon* 化石仅发现 *Carpinoxylon ostryopsoides* 1 种,为分布于美国加利福尼亚州坎帕

阶-麦斯里希特阶的木材化石,与现存的榛族植物相似,但由于其特殊的性状组合,该化石并不属于任何一个现存属;同时这个化石展现的一些特征是桦木族特有的而不是榛族^{[14]100}。

古鹅耳枥属化石主要发现于古新世,除在英国发现的 *Carpinus davisi* 被 Crane^{[14]103} 归入该属以外,该属化石在东亚、欧洲和北美洲均有分布;在始新世,古鹅耳枥属化石在东亚俄罗斯远东地区和北美洲也有发现。古鹅耳枥属植物由 Crane 于 1981 年建立,其果实的特点介于榛属和鹅耳枥属之间,该属最明显的特征是有 1 个被 2 片大小相似的苞片包裹的具有条纹的坚果。古新世,该属开始出现并快速多样化,广泛分布于北半球各地,分别为发现于东亚中国新疆维吾尔自治区的 *Palaeocarpinus orientalis*^[31] 以及俄罗斯哈巴罗夫斯克边疆区的 *Palaeocarpinus pacifica*^[32], 欧洲法国的 *Palaeocarpinus* sp.^{[14]101-103} 和英国的 *Palaeocarpinus laciniata*^[33], 北美洲美国怀俄明州的 *Palaeocarpinus aspinosa*^[34] 和北达科他州的 *Palaeocarpinus dakotensis*^[35] 以及加拿大艾伯塔省的 *Palaeocarpinus joffrensis*^[36]。古鹅耳枥属化石广布于北半球,但性状差异较大,东亚与北美洲分布的古鹅耳枥属化石关系密切,而欧洲的相对较为独特。东亚和北美洲分布的古鹅耳枥属化石刺较多,苞片薄层少,主要依靠刺传播;而欧洲分布的古鹅耳枥属化石 *Palaeocarpinus laciniata* 苞片薄层多,刺少,可以依靠风传播^[31]。Crane^{[14]105} 认为古鹅耳枥属可能是一个并系的属,且 Manchester 等^[35] 发现,东亚中国新疆维吾尔自治区和北美洲分布的古鹅耳枥属化石的伴生叶、雄蕊花序、油毡状花序和果苞片几乎与榛属完全相同,主要的不同之处是果实大小和每个果实中坚果的数量。这些差异可能仅仅代表榛属的原始特征,而欧洲英国分布的 *Palaeocarpinus laciniata* 化石表明在活的植物上可能有 1 个原始的果实簇或柔荑花序,在成熟时自然碎裂成孤立的聚伞花序、小花、苞片和小坚果,这与现存的鹅耳枥属植物十分相似^[33],因此推测古鹅耳枥属可能是代表榛属植物和鹅耳枥属植物的祖先类群。

拟榛属化石最早发现于晚白垩世的中国黑龙江省,古新世时常见于美国怀俄明州,少见于中国河南省和新疆维吾尔自治区以及俄罗斯哈巴罗夫斯克边疆区。尽管拟榛属经常作为古鹅耳枥属的伴生叶出现,但没有直接的证据表明同一地点发现的拟榛属化

石与古鹅耳枥属化石为同一物种,如发现于中国新疆维吾尔自治区的 *Palaeocarpinus orientalis* 和 *Corylites bellatula* Guo et Li^[31] 以及俄罗斯哈巴罗夫斯克边疆区的 *Palaeocarpinus pacifica* 和 *Corylites amurensis* Golovn. et Akhmetiev^[32] 等。由于拟榛属的叶与现存榛属的叶难以区分,曾也被当作榛属的叶化石。拟榛属为心形叶基,次生叶脉 6~9 对,这与现存的花榛属植物十分相似;而鹅耳枥属和铁木属通常有超过 10 对次生叶脉。由于目前没有证据表明古鹅耳枥属和拟榛属为同一类化石,且在中国河南省发现拟榛属和榛属的化石,但没有古鹅耳枥属化石,因此推测拟榛属可能是榛亚科早期演化出来的另一分支。

Cranea 是发现于北美洲古新世-始新世地层的一类灭绝属化石^[37]。该属与现存属虎榛子属十分相似,其果序伸长,近圆柱体,苞片螺旋排列附着在总苞上;总苞无柄,囊状,顶部逐渐变窄且稍微增厚,长的垂直狭缝从基部附近延伸到顶端,或有分叉的尖端;总苞在果序的前端比主体部分小;坚果椭圆形,光滑,具上位花被。但目前并没有发现虎榛子属的化石,基于分子证据推算的虎榛子属分化时间也远迟于古新世,且虎榛子属为中国特有属,因此有关 *Cranea* 与虎榛子属的关系还有待更多的证据进行进一步研究。

Asterocarpinus 发现于北美洲渐新世地层,其果实化石为 4 或 5 个放射状的带翅的小坚果,翅全缘,椭圆形至倒披针形,长 8~13 mm,最大宽度 2~4 mm^[38];小坚果由下子房发育而来,椭圆形,侧面扁平,高 2.53 mm,宽 2.5~3.5 mm,深 2.0~2.5 mm,有 9~12 根纵向维管;4 个花被片生长在小坚果的近先端,高 0.8~1.2 mm,基部合生;叶椭圆形至卵形,长宽比 1.6~3.8;基部锐尖至钝形,心形或圆形,两侧对称;先端锐尖至渐尖;叶柄纤细;细锯齿,羽状脉,横缘状,具纤细的中脉和 12~25 对直的、平行的次生叶脉从中脉生起,对生或互生,角度通常为 30°~55°。其伴生叶化石包括 *Paracarpinus fraterna* 和 *Paracarpinus chaneyi* 2 种。与 *Paracarpinus chaneyi* 不同, *Paracarpinus fraterna* 的叶片更细长,长宽比更大,次级叶脉更密集^[38]。*Asterocarpinus* 和 *Ostrya oregoniana* 发现于 John Day 地层,但二者无论是叶型还是果型均易区分^[38]。*Ostrya oregoniana* 叶、果实和总苞的特征与现存的鹅耳枥属植物类似^{[14]107}。这些化石记录表明鹅耳枥属与铁木属在晚始新世-早渐新世就已经开始分化。

Carpinacarpus 为发现于俄罗斯中部地区渐新世-中新世地层的一类果实化石,仅在俄罗斯鄂木斯克州和托木斯克州 2 地发现。该化石仅发现于亚洲中部,目前没有详细的研究,该化石可能是榛亚科植物适应该地区环境演化而来。

3.3.2 现存属 榛亚科现存属化石出现的时间相对较晚,榛属最早的化石发现于古新世,主要来自河南省以及美国多地(包括北达科他州、科罗拉多州、蒙大拿州和怀俄明州)。始新世和渐新世榛属化石的分布是不连续的,始新世榛属化石仅发现于北美洲,而渐新世仅欧洲和东亚分布有少数榛属化石,榛属化石在中新世数量最多、分布范围最大,达到多样化顶峰,散布于东亚、欧洲和北美洲。到上新世-更新世榛属化石在东亚、欧洲和北美洲的数量略有减少,部分形成现存种 *Corylus avellana* Linn.^[28]。总之,古新世榛属的化石数量多于始新世,始新世仅在北美洲发现榛属化石,且古新世和始新世柁木属和桦木属同样也表现出北美洲的类群更占据优势,这与 Wilf^[27] 提及的气候变化以及第 2 次热带亲缘类群涌入有关。榛属植物各时期化石记录较少,需要后续发掘新的化石来进一步补充。

鹅耳枥属最早的植物大化石发现于古新世的欧洲,但 Crane^{[14]103} 认为该化石应归于古鹅耳枥属,在中国辽宁省仅发现鹅耳枥属的孢粉化石。到始新世,鹅耳枥属快速辐射到东亚、欧洲和北美洲多地。中新世也是鹅耳枥属化石数量和分布范围最大的时期,化石数量骤减同样也发生在上新世,但依然散布于东亚、欧洲以及北美洲,但更新世北美洲并无鹅耳枥属的化石记录。鹅耳枥属的出现同样较为突兀,在古新世,除被重新定义为古鹅耳枥属的 *Carpinus davisi*^[18],仅中国辽宁省发现的孢粉化石,后快速扩张至北半球多地。推测鹅耳枥属同样起源于本土的灭绝属类群(如古鹅耳枥属)。上新世-更新世,鹅耳枥属已形成现存的物种,如 *Carpinus betulus* Linn. 和 *Carpinus orientalis* Mill.^[28,39-41],但与现存鹅耳枥属存在冲突的是,多数鹅耳枥属植物为东亚特有种,但并未发现此类群的化石,可能上新世-更新世鹅耳枥属在东亚地区的避难所经历了快速的分化。

最早的铁木属化石发现于古新世中国河南省,始新世见于美国爱达荷州,但均很罕见;渐新世在东亚、欧洲和北美洲均有分布;中新世常见于东亚日本和欧洲德国,散布于美国弗吉尼亚州、内华达州和蒙大拿

州。单从该属的化石无从推测其起源,但值得考虑的是基于渐新世北美洲发现的 *Asterocarpinus* 化石,其性状表现为鹅耳枥属与铁木属的嵌合性状,且目前系统发育研究中,鹅耳枥属与铁木属关系十分密切,其核基因与叶绿体基因重建的系统发育树存在冲突,可能存在基因渗透或者杂交现象。因此,推测铁木属的起源应为晚始新世-早渐新世,后于中新世繁盛,于上新世形成现存的 *Ostrya carpinifolia* Scop.^[28,40]。上新世-更新世,东亚地区铁木属暂缺,可能同样与鹅耳枥属类似,在此地区经历快速的多样化分化。

3.4 桦木科植物化石的分布特点与生物地理演化意义

根据化石记录无法直接推断桦木科植物的起源地,有可能是欧洲,也有可能是东亚或北美洲地区,但无疑起源在晚白垩世之前,并且在晚白垩世已经在北半球广泛分布。此外,郭双兴^[26]¹⁶⁴⁻¹⁶⁷根据各地植物群的成分和特征将中国大体分作3个植物地理区,即北方区、古地中海区和南方区。桦木科植物化石分布的地区为北方区,该区植物群包括的现存属的植物如今部分产于温带,如杨属(*Populus* Linn.)、柳属(*Salix* Linn.)、桤木属和桦木属等,部分产于温暖带至亚热带,如连香树属(*Cercidiphyllum* Siebold et Zucc.)、杨梅属(*Myrica* Linn.)和悬铃木属(*Platanus* Linn.)等,且多数为落叶植物;此外,晚白垩世该地区的叶片通常为纸质叶,叶缘均有齿。这些植物的习性与特征表明北方区当时属于温暖而湿润的气候环境,大约相当于现代黄河至长江一带的气候。晚白垩世的桦木亚科叶化石以及榛亚科叶化石也主要发现于东亚地区,如中国黑龙江省以及俄罗斯远东地区,这表明东亚至少是晚白垩世桦木科的重要分化中心之一。

到古新世,桦木亚科的桤木属植物的分布范围并未扩大,而桦木属植物从东亚迁移扩散至北美洲。此时,榛亚科植物开始多样化,榛属植物相继出现于东亚和北美洲,铁木属植物首次发现于东亚。灭绝属古鹅耳枥属植物此时就已分布于东亚、欧洲和北美洲,也衍化出多样化的性状;另外与虎榛子属十分相似的化石,如 *Cranea*,发现于北美洲的古新世-始新世地层,表明古新世榛亚科植物在北美洲的多样化程度比较高。

始新世全球气温仍然炎热,桦木科植物的分布范围并没有太多扩张,古鹅耳枥属在欧洲消失,拟榛属和 *Cranea* 仅发现于北美洲,到渐新世时也没有再发

现这3个属的化石。始新世-早渐新世(约34百万年前)为急速变冷时期,被称为渐新世骤冷事件。骤冷事件对生物圈的标志性影响表现在植物群落的改变,山地针叶林大量发育,亚热带、热带植物成分无论在数量上还是在类型上都大大减少,且干旱类型植物增加,草本植物开始繁盛^[42]。北半球高纬度地区热带针叶-阔叶混合植被类型被以寒带松科(*Pinaceae*)为主的针叶林类型取代^[43]。当时北美洲的植物群落由典型的亚热带类型转变为季节性强的落叶植物群落^[44]。因此,环境以及植物群落的变化促使桦木科植物在这一时期的多样化分化。

晚渐新世-中新世(约25百万年至22百万年前),全球继续降温,热带和亚热带生物区范围明显缩小^[44]。同时该时期是印度板块与亚欧大陆碰撞而导致的地质事件较为剧烈的时期,青藏高原和喜马拉雅山脉快速抬升,季风加强^[45]。到中新世早期,亚洲季风气候形成,中国西南部形成高海拔气候,西北部形成温带干旱气候,东部地区自南向北形成热带湿润气候、亚热带湿润气候、暖温带湿润气候以及温带湿润气候^[46]。在这样的气候格局下,喜冷的桦木科植物不仅在全球变冷的环境下获得栖息地,也因为气候格局的变化而发生物种多样化,桦木科植物的多样化在中新世达到顶峰。

上新世-更新世是第三纪进入第四纪的过渡,也是气候由“暖室”向“冰室”的转折期。该过渡期北半球冰川广泛扩张,东亚地区的冬季风不断加强。到第四纪更新世,全球气候出现明显的冰期和间冰期交替。与渐新世骤冷事件和中新世降温事件不同,此次变冷事件尽管对已有的气候产生影响,但由于中高纬度地区冰川和冻土的扩张以及部分地区形成沙漠(如中国西北地区),大部分本土植物无法适应环境变化,导致物种大灭绝或大迁徙。迁徙至避难所的物种渡过恶劣的环境,并在冰期后进入其他生境。桦木科植物此时期多样性骤减以及北半球间断分布的形成与第四纪的冰期可能存在比较密切的关联。

总之,尽管桦木科植物的具体起源地不能确定,但因为桦木科早期果实化石的分布均在中高纬度地区,因此笔者更倾向于支持桦木科起源于北温带地区的观点。从晚白垩世东亚、欧洲和北美洲桦木科植物化石的种属数量来看,东亚无论是孢粉还是植物大化石均多于其他2个地区,故推测东亚可能是桦木科植物在晚白垩世的分化中心。古新世-始新世,桦木

科植物的分化主要体现在北美洲,分布也均在中高纬度地区。渐新世-中新世,由于全球温度下降、地质事件以及季风气候的形成,桦木科植物的多样性进一步增加,分布范围也向南北扩张。而上新世-更新世,气候的剧烈变化和冰川的扩张逼迫桦木科植物退至避难所,物种数量减少,多样性降低。在冰川退却后,桦木科植物重新进入其他生境而形成现代的分布格局。尽管目前大量的桦木科植物化石被发现,但部分地区的化石记录仍较少或空白,如古新世欧洲大陆地区,渐新世包括中国、日本和韩国等东亚以及东南亚地区均未发现桦木科植物化石记录。同时,目前发现的多数化石主要为叶化石,其可靠性有待斟酌。桦木科植物化石的数量也展现出某一时期某地区的富集性,如始新世的北美洲和中新世的欧洲,这也与化石的形成机制以及地质发育程度有关,未来若有新化石的发现将进一步完善对桦木科演化历史的了解。

参考文献:

- [1] CHEN Z D, MANCHESTER S R, SUN H Y. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany [J]. *American Journal of Botany*, 1999, 86(8): 1168-1181.
- [2] CHRISTENHUSZ M J M, BYNG J W. The number of known plants species in the world and its annual increase [J]. *Phytotaxa*, 2016, 261(3): 201-217.
- [3] KUBITZKI K, ROHWER J G, BITTRICH V. The Families and Genera of Vascular Plants. II. Flowering Plants · Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1993: 152-157.
- [4] ABBE E C. Flowers and inflorescences of the "Amentiferae" [J]. *The Botanical Review*, 1974, 40(2): 159-261.
- [5] 陈之端. 桦木科植物的花粉形态研究 [J]. *植物分类学报*, 1991, 29(6): 494-503.
- [6] KIKUZAWA K. Leaf survival and evolution in Betulaceae [J]. *Annals of Botany*, 1982, 50(3): 345-353.
- [7] 邢树平, 陈之端, 路安民. *Ostrya virginiana* (Betulaceae) 的胚珠和胚囊发育及其系统学意义 [J]. *植物分类学报*, 1998, 36(5): 428-435.
- [8] BRUNNER F, FAIRBROTHERS D E. Serological investigation of the Corylaceae [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1979, 106(2): 97-103.
- [9] FOREST F, SAVOLAINEN V, CHASE M W, et al. Teasing apart molecular-versus fossil-based error estimates when dating phylogenetic trees: a case study in the birch family (Betulaceae) [J]. *Systematic Botany*, 2005, 30(1): 118-133.
- [10] WANG N, MCALLISTER H A, BARTLETT P R, et al. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) [J]. *Annals of Botany*, 2016, 117(6): 1023-1035.
- [11] YOO K O, WEN J. Phylogeny and biogeography of *Carpinus* and subfamily Coryloideae (Betulaceae) [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2002, 163(4): 641-650.
- [12] YOO K O, WEN J. Phylogeny of *Carpinus* and subfamily Coryloideae (Betulaceae) based on chloroplast and nuclear ribosomal sequence data [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2007, 267(1/4): 25-35.
- [13] YANG Z, WANG G, MA Q, et al. The complete chloroplast genomes of three Betulaceae species: implications for molecular phylogeny and historical biogeography [J]. *PeerJ*, 2019, 7: e6320.
- [14] CRANE P R. Early fossil history and evolution of the Betulaceae [M] // CRANE P R, BLACKMORE S. *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. 2, 'Higher' Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 1989.
- [15] 陈之端. 桦木科植物的系统发育和地理分布 (续) [J]. *植物分类学报*, 1994, 32(2): 101-153.
- [16] 陶君容. 中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [17] COHEN K M, FINNEY S C, GIBBARD P L, et al. The ICS International Chronostratigraphic Chart [J]. *Episodes*, 2013, 36(3): 199-204.
- [18] CHANDLER M E J. The Lower Tertiary Floras of Southern England. I. Palaeocene Floras London Clay Flora (Supplement) [M]. London: British Museum, 1961: 63-64.
- [19] LEFFINGWELL H A. Palynology of the Lance (Late Cretaceous) and Fort Union (Paleocene) Formations of the type Lance area, Wyoming [J]. *Geological Society of America Special Papers*, 1970, 127: 1-64.
- [20] FRIIS E M, PEDERSEN K R, SCHÖNENBERGER J. *Endressianthus*, a new Normapolles-producing plant genus of fagalean affinity from the Late Cretaceous of Portugal [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164 (S5): S201-S223.
- [21] MIKI A. Late Cretaceous pollen and spore floras of northern Japan: composition and interpretation [J]. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, 1977, 17(3): 399-436.
- [22] 孙湘君, 张大华, 侯金山. 内蒙北部晚白垩世马斯特里赫特期 (Maastrichtian) 的孢粉组合 [J]. *植物学报*, 1979, 21(3): 285-294.
- [23] DUTRA T L, BATTEN D J. Upper Cretaceous floras of King George Island, West Antarctica, and their palaeoenvironmental and phytogeographic implications [J]. *Cretaceous Research*, 2000, 21(2/3): 181-209.
- [24] STONE J F, LANGSTON W, Jr. Late Maestrichtian? -Paleocene palynomorphs associated with the sauropod dinosaur? *Alamosaurus sanjuanensis* [C] // Geological Society of America. 9th Annual Meeting. South-Central Section. Austin: [s.n.], 1975: 238-239.
- [25] BELL W A. Upper Cretaceous Floras of the Dunvegan, Bad Heart,

- and Milk River Formations of Western Canada[M]//Department of Mines and Technical Surveys, Canada. Geological Survey of Canada, Bulletin 94. Ottawa; Roger Duhamel, F.R.S.C., Queen's Printer and Controller of Stationery, 1963; 32.
- [26] 郭双兴. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区与生态环境的探讨[M]//古生物学基础理论丛书编委会. 中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 1983.
- [27] WILF P. Late Paleocene-early Eocene climate changes in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis [J]. Geological Society of America Bulletin, 2000, 112(2): 292-307.
- [28] MAI D H, WALTHER H. Die pliozänen Floren von Thüringen, Deutsche Demokratische Republik [J]. Quartärpaläontologie, 1988, 7: 55-297.
- [29] NASU T, SETO K. Fossil macrospores and massulae of *Salvinia natans* from the Pliocene and the Quaternary sediments in the Kinki and Tokai districts, Japan [J]. Bulletin of the Osaka Museum of Natural History, 1976, 30: 37-48.
- [30] KARROW P F, MORRIS T F, MCANDREWS J H, et al. A diverse late-glacial (Mackinaw Phase) biota from Leamington, Ontario [J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 2007, 44(3): 287-296.
- [31] MANCHESTER S R, GUO S X. *Palaeocarpinus* (extinct Betulaceae) from northwestern China: new evidence for Paleocene floristic continuity between Asia, North America, and Europe [J]. International Journal of Plant Sciences, 1996, 157(2): 240-246.
- [32] AKHMET'EV M A, GOLOVNEVA L B. New data on composition and age of Malomikhailovka flora from the upper cretaceous of the Amur River lower courses [J]. Stratigraphy and Geological Correlation, 1998, 6(3): 249-261.
- [33] CRANE P R. Betulaceous leaves and fruits from the British Upper Paleocene [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1981, 83(2): 103-136.
- [34] MANCHESTER S R, CHEN Z D. *Palaeocarpinus aspinosa* sp. nov. (Betulaceae) from the Paleocene of Wyoming, U. S. A. [J]. International Journal of Plant Sciences, 1996, 157(5): 644-655.
- [35] MANCHESTER S R, PIGG K B, CRANE P R. *Palaeocarpinus dakotensis* sp. n. (Betulaceae: Coryloideae) and associated staminate catkins, pollen, and leaves from the Paleocene of North Dakota [J]. International Journal of Plant Sciences, 2004, 165(6): 1135-1148.
- [36] SUN F, STOCKEY R A. A new species of *Palaeocarpinus* (Betulaceae) based on infructescences, fruits, and associated staminate inflorescences and leaves from the Paleocene of Alberta, Canada [J]. International Journal of Plant Sciences, 1992, 153(1): 136-146.
- [37] MANCHESTER S R, CHEN Z D. A new genus of Coryloideae (Betulaceae) from the Paleocene of North America [J]. International Journal of Plant Sciences, 1998, 159(3): 522-532.
- [38] MANCHESTER S R, CRANE P R. A new genus of Betulaceae from the Oligocene of western North America [J]. Botanical Gazette, 1987, 148(2): 263-273.
- [39] MAI H D. Die mittelmiozänen und obermiozänen Floren aus der Meuroer und Raunoer Folge in der Lausitz. Teil II: Dicotyledonen [J]. Palaeontographica Abteilung B, 2001, 257: 35-174.
- [40] VAN DER BURGH J. Allochthonous seed and fruit floras from the Pliocene of the Lower Rhine Basin [J]. Review of Palaeobotany Palynology, 1983, 40(1/2): 33-90.
- [41] LUMLEY H D. La stratigraphie du remplissage de la grotte du Vallonet [J]. L'Anthropologie, 1988, 92(2): 407-428.
- [42] 王晓梅, 王明镇, 张锡麒. 中国晚始新世—早渐新世地层孢粉组合及其古气候特征 [J]. 地球科学: 中国地质大学学报, 2005, 30(3): 309-316.
- [43] ELDRETT J S, GREENWOOD D R, HARDING I C, et al. Increased seasonality through the Eocene to Oligocene transition in northern high latitudes [J]. Nature, 2009, 459(7249): 969-973.
- [44] 江 湑, 贾建忠, 邓丽君, 等. 古近纪重大气候事件及其生物响应 [J]. 地质科技通报, 2012, 31(3): 31-38.
- [45] WANG C, DAI J, ZHAO X, et al. Outward-growth of the Tibetan Plateau during the Cenozoic: a review [J]. Tectonophysics, 2014, 621: 1-43.
- [46] 薛 莉, 张世涛. 中国中新世地质事件、古气候对桦木属(桦木科)植物影响及其主要分布地层简述 [J]. 中国水运, 2019, 19(4): 122-123.

(责任编辑: 张明霞)